Caldasia 26(1) 2004: 65-78

LAS COMUNIDADES DE BRIÓFITOS Y SU RELACIÓN CON LA VEGETACIÓN FANEROGÁMICA (TIPOS DE PAISAJE) EN TARAPACÁ (AMAZONAS– COLOMBIA)

The bryophyte communities and their relation with the phanerogamic vegetation (landscape types) in Tarapacá (Amazonas-Colombia)

Cesar Augusto Ruiz-Agudelo
Programa de Maestría en Biología. Línea: Biodiversidad y Conservación. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia. cesarruiz1@excite.com

Jaime Aguirre-Ceballos
Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia. Contribución del Programa de Doctorado en Biología- Línea de Biodiversidad y Conservación. Apartado 7495, Bogotá, D.C. Colombia. jaguirrec@unal.edu.co

RESUMEN

Se describen siete comunidades de briófitos para los diferentes tipos de paisaje de Tarapacá (Amazonas- Colombia) dos en las “Planicies Disectadas Plio–Pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias”; dos en las “Llanuras Aluviales del Río Putumayo”; dos en áreas de transición entre bosque de tierra firme y bosque inundables y una en un paisaje con alto grado de tala y fragmentación de la cobertura vegetal). La composición y la distribución de estas comunidades dependen de la estructura y la composición de la vegetación superior. Las comunidades más ricas en especies y con mayor diversidad en formas de crecimiento, se establecen en los bosques de tierra firme. Los análisis se realizaron siguiendo los lineamientos de la escuela de Braun-Blanquet y la aplicación del programa Twinspan.

Palabras clave. Briófitos, comunidades, paisajes, Tarapacá, Amazonas, Colombia.

ABSTRACT

In the different types of landscape of the Tarapacá (Amazonas - Colombia) seven communities of bryophytes are described (two in the “Planicies Disectadas Plio–Pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias”; two in the “Llanuras Aluviales del Río Putumayo”; two in the transition of upland forest and flooded forest and one in the fragmentation landscape): their characteristics depend on the structure and composition of the phanerogamic vegetation. The richest communities in species and grown forms where found in upland forest.

Key words. Bryophytes, Communities, Landscape, Tarapacá, Amazonas, Colombia.

INTRODUCCIÓN

La flora de la Amazonia colombiana es la menos estudiada entre los países amazónicos. En cuanto a fanerógamas, estudios y colecciones botánicas preliminares fueron llevados acabo por R. E. Schultes y J. Cuatrecasas (1940-1950); información significativa se ha seguido tomando en regiones cercanas al eje Apaporis-Tabatinga (Cárdenas & Giraldo 1997), Tarapacá, Araracuara, Chiribiquete (Caquetá) y Mitú (Vaupés). Duivenvoorden *et al.* (1988), van Andel (1990), Duivenvoorden & Lips (1993), Duivenvoorden (1994, 1995), Urrego (1990, 1994) y Londoño & Álvarez (1997) realizaron estudios sobre la composición florística y la vegetación de la región del medio Caquetá. Rangel *et al.* (1995) compilaron información sobre las especies vegetales con área de distribución en la Amazonia colombiana. Prieto *et al.* (1995) y Rudas & Prieto (1998) caracterizaron la vegetación de la Isla de Mocagua y el Parque Nacional Natural Amacayacu. Prance (1978, 1979), Dantas & Alves (1982), han estudiado la composición florística y la estructura de bosques en diferentes zonas de la Amazonia brasileña. Gentry (1988) y Gentry & Ortiz (1993) se refirieron a la estructura, la composición florística y la ecología de la selva amazónica peruana. Desde 1986, el Missouri Botanical Garden ha trabajado la Flórula del Parque Nacional Natural Amacayacu.

Información sobre la flora de briófitos de la Amazonia colombiana existe en Florschütz-De Waard & P.A. Florschütz (1979), Churchill (1989), Churchill & Linares (1995), Churchill (1998), Uribe & Gradstein (1998) y Ruiz (2001).

Los análisis de la vegetación criptogámica han tenido una larga trayectoria en las zonas templadas y se ocupan de las descripciones cuantitativas de comunidades de briófitos epífitos. En Colombia, Wolf (1993) en un transecto altitudinal en la Cordillera Central de los Andes de Colombia, describió las comunidades (montano bajas y montano altas) de epífitos no vasculares, incorporó en el análisis de variables ambientales como intensidad de luz y la humedad. Ruiz & Aguirre (2003) describen las comunidades de briófitos epífitos en el gradiente altitudinal de la Serranía del Perijá y su relación con la estructura de la vegetación fanerogámica.

Son pocos los trabajos que tratan los aspectos ecológicos de los briófitos de tierras bajas, y para la región amazónica ésta es una de las primeras contribuciones que describen comunidades de briófitos y su relación con la vegetación vascular y los tipos de Paisaje en donde se establecen. Además, se analizan las formas de crecimiento de los briófitos en dichas comunidades.

AREA DE ESTUDIO

Tarapacá (Amazonas–Colombia) con un área de 1100 km^2, está situado entre 02° 52” de latitud sur y 69° 45” de longitud oeste, limita al norte con la línea divisoria de aguas entre el río Puré y el río Putumayo, por el oriente con el río Alegría hasta su desembocadura en el río Putumayo, por el occidente con el área forestal del caserío Puerto Palmas y por el sur con el río Putumayo (Cárdenas *et al*. 1999). El clima es cálido húmedo (sistema de Caldas-Lang) con temperaturas homogéneas que oscilan entre 24 y 26°C. La precipitación es unimodal y alcanza los 3000 mm/año. El periodo seco ocurre entre los meses de julio y septiembre (Rangel & Luengas 1997).

Unidades De Paisaje. Las unidades de paisaje que conforman las áreas forestales fueron definidas por Cárdenas y colaboradores (1999):

Tipo A: Gran paisaje: "Planicies Disectadas Plio – pleistocenicas Amazónicas sedimentarias". En esta unidad de gran paisaje se agrupan las subunidades de bosque con vegetación natural, no sujeta a inundaciones estacionales, situadas en zonas altas, con superficies fuertemente onduladas y con cimas amplias a subagudas. El relieve es fuertemente ondulado a quebrado, con pendientes entre 20 y 40 %. Fuertes procesos de deslizamiento y solifuxión, muy susceptibles a la erosión. Unidad de suelos: Complejo Typic Hapludox y Typic paleudults.

Tipo B: Gran paisaje: "Llanura aluvial del río Putumayo (río Andinense)". En esta unidad se agrupan las subunidades de bosque con vegetación natural sujeta a la inundación estacional en las temporadas de aumento del nivel de los ríos. Presenta las subunidades:

- **Plano de inundación actual**. Plano inundable frecuente y ocasional. Nivel freático alto y fluctuante, hidromorfismo temporal. Superficies de acumulación de sedimentos. Unidad de suelos: Asociaciones Fluventic Eutropepts y Tropic Fluvaquents.
- **Plano de inundación subactual.** Relieve plano–cóncavo, estrecho, inundable con frecuencia pero de corta duración. Hidromorfismo. Unidad de suelos: Complejo Aeric Tropic Fluvaquents, Histic Tropaquepts y Fluventic Dystroprepts.
- **Valles aluvio–coluviales.** Planos inundables frecuentemente, con acumulación actual de sedimentos aluviales y coluviales. Superficies estrechas y alargadas.

Tipo C: Unidad de paisaje Intervenida "Pista de Aterrizaje". Está ubicada cerca de la cabecera de Tarapacá. Son áreas intervenidas con vegetación secundaria, por acción antrópica. Son relictos de bosque correspondientes al paisaje **"Planicies Disectadas Plio – pleistocenicas Amazónicas sedimentarias",** actualmente han sido sometidas a fragmentación y tala intensiva para construir viviendas y una pista de aterrizaje. Sus características fisiográficas son similares a las de las Planicies Disectadas Plio-pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias y la diferencia radica en la presencia de una cobertura vegetal transformada y abierta.

MATERIALES Y MÉTODOS

La fase de campo se realizó durante los meses de febrero y marzo de 1999. Se efectuaron colecciones de musgos, hepáticas y líquenes. Para la colecta se siguieron los lineamientos de Cornelissen & Steege (1989) y Wolf (1993), la cual se realizó en 56 levantamientos (30 en las "Planicies Disectadas Plio–Pleistocénicas Amazónicas sedimentarias", 16 en las unidades de la "Llanura aluvial del río Putumayo" y diez en la unidad altamente intervenida "PISTA", seleccionados para el estudio de la vegetación superior y delimitados según la fisonomía de cada unidad de bosque (Ruiz 2001).

En los 56 levantamientos de 0.1 ha, se seleccionaron cinco árboles al azar y fueron muestreados de acuerdo con la zonificación propuesta por Cornelissen & Steege (1989), desde la base del tronco hasta el dosel.

Los briófitos y líquenes se colectaron bajo la numeración del primer autor (CAR No 10-1118). Se depositaron en el Herbario Nacional Colombiano (COL) con duplicados en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH). En el censo (presencia y cobertura) se tomó información sobre el sustrato (epífitas, epilíticas, terrestres), hábito (epífitas, epífilas, terrícolas, saxícolas), forma de crecimiento y abundancia según la escala de cobertura-abundancia de Braun-Blanquet (1979).

Las comunidades de briófitos se definieron aplicando el programa Twinspan (Hill 1979); las tablas finales se organizaron manualmente y se ordenaron siguiendo los lineamientos de la escuela de Braun–Blanquet (1979).

En los análisis de las comunidades se incluyeron los taxones determinados hasta el nivel de especie. Taxones de los géneros *Plagiochila* y *Lejeunea*, no se incluyen en los análisis.

La presencia, la cobertura y la preferencia de las especies de briófitos sobre los diferentes tipos de hábitats (zonificación, base de tronco a dosel) se estudió según Cornelissen & Steege (1989).

Las formas de crecimiento se estudiaron de acuerdo con Mägdefrau (1982), Studlar (1982), Richards (1984), Cornelissen & Steege (1989) y Churchill & Linares (1995). Básicamente se tomaron las siguientes: cespitosas bajas, cespitosas altas, cojines, hilos o fibras, felpas lisas, felpas rugosas, horizontales, taloides, péndulas, dendroides no dorsiventrales y formas delgadas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de vegetación (Tabla 1)

Se definieron siete comunidades de briófitos, distribuidas en tres grupos de acuerdo con los diferentes tipos de paisaje:

Grupo I- Lo integran dos comunidades (1 y 3) en las "Planicies Disectadas Plio – pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias".
Grupo II- Lo conforman dos comunidades (4 y 6) en el Paisaje B "Llanura aluvial del río Putumayo (río Andinense)"
Grupo III- Con tres comunidades (2, 5 y 7) en las áreas de transición entre los diferentes tipos de paisaje.

1. Especies de amplia distribución (Tabla 1): Comunes en todos los tipos de paisajes de las áreas forestales y presentes en todas las comunidades de briófitos descritas. *Octoblepharum albidum*, *Leptolejeunea elliptica*, *Leucobryum martianum*, *Sematophyllum subsimplex*, *Ceratolejeunea maritima* y *Crossomitrium acuminatum* con porcentajes de presencia-cobertura entre 13%-70% a 100%-70%. Las formas de crecimiento de estas especies son hilos y felpas lisas, comunes en los bosques tropicales de tierras bajas (Cornelissen & Steege 1989, Ruiz 2001, Ruiz & Aguirre 2003), en las bases de troncos, cortezas, ramas y hojas del sotobosque. En regiones de tierras bajas de Colombia se han reportado como dominantes y generalistas en sus exigencias de hábitat (Ruiz 2001, Ruiz & Aguirre 2003).

2. Vegetación criptogámica del tipo de Paisaje A: "Planicies Disectadas Plio – Pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias"(Tabla 1).

a)– Comunidad de *Bazzania chimborazensis* – *Bazzania phyllobola*

Composición: Son 58 especies (26 hepáticas y 38 musgos). Exclusivas: *Bazzania chimborazensis*, *Bazzania phyllobola* y *Archilejeunea porelloides*. Tres especies electivas de las cuales *Micropterygium pterygophyllum* (63% presencia – 6% cobertura) y *Micropterygium leiophyllum* (63%-12%) presentan los mayores valores de presencia y cobertura. De las 46 especies acompañantes, *Syrrhopodon leprieurii* y *Octoblepharum albidum* son las más representativas.

En esta comunidad predominan los hilos, felpas lisas y felpas rugosas. Cojines, cespitosas altas, cespitosas bajas, péndulas y dendroides no dorsiventrales, se encuentran medianamente representadas.

La preferencia de hábitats en esta comunidad son las corteza alta, ramas y hojas del dosel y troncos caídos descompuestos, los valores de presencia y cobertura mayores está en las ramas del dosel (más de 20 metros de altura) y en la corteza alta (superior a 6 metros de altura). El 80% de las especies son generalistas. *Bazzania chimborazensis*, *Bazzania phyllobola* y *Archilejeunea porelloides* son exclusivas en las ramas y hojas altas o próximas al dosel.

b)– Comunidad de *Fulfordianthus pterobryoides- Pictolejeunea spruceii*

Composición: La constituyen 57 especies (25 hepáticas y 32 musgos)**.** Las exclusivas son: *Fulfordianthus pterobryoides, Pictolejeunea spruceii, Brymela acuminata, Lejeunea flava, Rhacopilopsis trinitensis, Lepidopilum surinamense, Calymperes afzelii, Prionolejeunea helleri, Callicostella merkelli, Ricardia amazonica, Crossomitrium epiphyllum, Metzgeria decipiens* y *Neckeropsis disticha.* Se diferencian 9 especies electivas, de las cuales *Leucomium strumosum* (100% presencia y 50% cobertura) y *Zoopsidella integrifolia* (75%–20%) presentan los mayores valores de presencia y cobertura. De las 28 especies acompañantes, *Octoblepharum pulvinatum, Lejeunea elliotii* y *Pilosium chlorophyllum* son las más representativas.

De las siete comunidades caracterizadas, es la más diversa en formas de crecimiento. Predominan los hilos, felpas lisas y felpas rugosas**.** También están bien representados, cojines**,** cespitosas altas, cespitosas bajas, péndulas**,** dendroides no dorsiventrales, formas horizontales, taloides y formas delgadas.

En esta comunidad las especies prefieren los hábitats propios de la corteza media-alta, las ramas y las hojas del dosel bajo–alto y ocasionalmente ramas y hojas del sotobosque. Los mayores valores de presencia y cobertura se presentan en las ramas del dosel medio–alto (entre 12 y 25 metros de altura sobre el suelo) y corteza media (entre 6 y 10 metros de altura sobre el suelo). El 75% de las especies son generalistas. *Radula angulata, Pictolejeunea spruceii, Brymela acuminata, Crossomitrium epiphyllum* y *Prionolejeunea helleri* son exclusivas de ramas y hojas altas o próximas al dosel.

Esta comunidad presenta un espectro de distribución vertical, que abarca desde las partes altas del sotobosque (6 metros sobre el suelo) hasta las partes del dosel medio (12 a 25 metros sobre el suelo). Lo que la ubica preferentemente en hábitats del dosel.

c)– Ecología y distribución: Las comunidades ***Bazzania chimborazensis-Bazzania phyllobola*** y ***Fulfordianthus pterobryoides – Pictolejeunea spruceii,*** se establecen en las “Planicies Disectadas Plio – Pleistocénicas Amazónicas sedimentarias”, en vegetación fanerógamica de tierra firme, de tipo selvático y multiestratificada, en donde más del 60% de los individuos corresponden a elementos arbóreos y arbustivos. El estrato herbáceo es muy abierto y poco representado. Este paisaje presenta la mayor riqueza de plantas fanerógamas, más del 75% del total de la flora vascular reportada se establece en esta área.

Estos bosques se caracterizan por su altísima complejidad estructural. Su cualidad de bosque mixto (con muchas especies de árboles y arbustos, sin presentar dominancia marcada de algún organismo) se expresa en un dosel bastante heterogéneo y ancho, con copas de variadas formas, coberturas y estructuras, que le imprimen mayor heterogeneidad al paisaje, favoreciendo el establecimiento de un mayor número de especies de briófitos epífitos y de comunidades que se ubican en las partes altas de árboles y dosel, con formas de crecimiento como hilos y felpas lisas que responden a condiciones propias de humedad y luz que se dan en las secciones altas del bosque.

Tabla 1. Cuadro sinóptico de las comunidades de Briófitos de las áreas forestales del Corregimiento de Tarapacá (Amazonas - Colombia).

%ni	Presencia
%Cober	Cobertura
x	Especies exclusiva
+	Especie electiva

	COMUNIDAD	1		2		3		4		5		6		7	
No Levantamientos por comunidad		8 LEV		6LEV		4LEV		6LEV		4LEV		3LEV		3LEV	
Tipo de Paisaje de la comunidad		A		AC		A		B		AB		B		AB	
Numero total de taxas en la comunidad		58		56		57		40		35		35		38	
	ESPECIES	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober
	ESPECIES DOMINANTES														
	Octoblepharum albidum	88	20	100	13	100	70			100	30	67	40		
	Leptolejeunea elliptica	88	20	80	50	90	60	100	16	100	13	100	50		
	Leucobryum martianum	88	40	100	12	25	80	17	10	75	40	100	50		
	Sematophyllum subsimplex	50	60	83	12	75	70	67	30	100	30	67	30		
	Ceratolejeunea maritima	13	20	17	10	75	70	100	16	100	11	67	70	33	40
	Crossomitrium acuminatum	13	70	50	40	25	30	83	40	100	40	100	11		
	Comunidad de Bazzania chimborazensis-Bazzania phyllobola														
x	***Bazzania chimborazensis***	**50**	**40**	33	3					25	2				
x	***Bazzania phyllobola***	**13**	**40**												
x	***Archilejeunea porelloides***	**13**	**20**												
+	*Micropterygium pterygophyllum*	63	6	50	2			17	5	50	4	33	5		
+	*Micropterygium leiophyllum*	63	12	50	7			17	2	50	5				
+	*Archilejeunea crispistipula*	50	3	17	1	25	2	17	1						
	Comunidad de Syrrhopodon ligulatus - Ectropothecium leptochaeton														
x	***Syrrhopodon ligulatus***			**50**	**40**										
x	***Ectropothecium leptochaeton***			**33**	**30**										
x	***Campylopus sp2.***			**33**	**30**										
+	***Campylopus sp1.***			**33**	**30**										
x	***Metzgeria leptoneura***			**32**	**30**										
x	***Acroporium pungens***			**17**	**60**										
x	***Archilejeunea ludoviciana***			**17**	**40**										
x	***Acrolejeunea tortulosa***			**17**	**10**										
+	*Omphalanthus filiformis*	25	5	50	30			33	2						
	Comunidad de Fulfordianthus pterobryoides - Pictolejeunea spruceii														
x	***Fulfordianthus pterobryoides***					**75**	**50**								
x	***Pictolejeunea spruceii***			33	3	**50**	**90**								
x	***Radula angulata***					**50**	**50**	17	14			33	4		
x	***Brymela acuminata***	25	6	33	3	**50**	**30**							33	4
x	***Lejeunea flava***			33	3	**50**	**30**								
x	***Rhacopilopsis trinitensis***	38	3			**50**	**30**								
x	***Lepidopilum surinamense***	13	4			**25**	**60**								
x	***Calymperes afzelii***	13	11	17	2	**25**	**60**								
x	***Prionolejeunea helleri***					**25**	**40**								
x	***Callicostella merkelii***					**25**	**30**								
x	***Riccardia amazonica***			17	3	**25**	**30**								
x	***Crossomitrium epiphyllum***					**25**	**30**	17	9						
x	***Metzgeria decipiens***					**25**	**30**	17	1						
x	***Neckeropsis disticha***					**25**	**20**								
+	*Leucomium strumosum*	13	1	50	4	100	50					33	4		
+	*Zoopsidella integrifolia*	50	4	17	1	75	20					33	2		
+	*Callicostella pallida*	13	4	17	3	50	40			25	3	33	2		
+	*Syrrhopodon rigidus*	25	3	17	4	50	40					33	2	33	4
+	*Calymperes lonchophyllum*	25	2	33	5	50	20			25	5	33	7	33	4
+	*Neckeropsis undulata*	25	4	33	3	50	20	33	4	25	4				
+	*Pilotrichum bipinnatum*	25	3	50	3	50	13	17	5	25	4	33	2		
+	*Symphyogyna brasiliensis*			17	2	25	50	17	5						
+	*Syrrhopodon incompletus*	38	3	17	4	25	13			25	4				
	Comunidad de Lepidolejeunea grossepapulosa - Stictolejeunea squamata														
x	***Lepidolejeunea grossepapulosa***			17	1			**33**	**60**						
x	***Stictolejeunea squamata***							**17**	**30**						
+	*Odontolejeunea rhomalea*	13	4			25	4	67	10						

Continuación Tabla 1.

%ni	Presencia
%Cober	Cobertura
x	Especies exclusiva
+	Especie electiva

	COMUNIDAD	1		2		3		4		5		6		7	
No Levantamientos por comunidad		8 LEV		6LEV		4LEV		6LEV		4LEV		3LEV		3LEV	
Tipo de Paisaje de la comunidad		A		AC		A		B		AB		B		AB	
Numero total de taxas en la comunidad		58		56		57		40		35		35		38	
	ESPECIES	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober	% ni	% Cober
	Comunidad de Fissidens prionodes - Zelometeorium patulum														
x	***Fissidens prionodes***									**25**	**40**				
x	***Zelometeorium patulum***							17	5	**25**	**30**				
+	*Microlejeunea bullata*			17	3	25	3	17	1	50	10				
	Comunidad de Cyrto-hypnum frontinoae - Cyclolejeunea peruviana														
x	***Cyrto-hypnum frontinoae***	25	3									**100**	**50**		
x	***Cyclolejeunea peruviana***											**33**	**40**		
+	*Anoplolejeunea conferta*	38	3	17	2	25	7	17	2	25	4	67	50		
+	*Vesicularia vesicularis*	13	7			25	2					67	30		
+	*Arachniopsis diacantha*	25	3									33	50		
	Comunidad de Trachyxiphium subfalcatum - Pilotrichidium callicostatum														
x	***Trachyxiphium subfalcatum***			17	1									**100**	**70**
x	***Pilotrichidium callicostatum***					25	3							**100**	**70**
x	***Ceratolejeunea sp1***	13	3											**100**	**60**
x	***Drepanolejeunea aff inchoata***							17	1					**100**	**50**
x	***Syrrhopodon fimbriatus***	13	2											**100**	**60**
x	***Fissidens diplodus***					25	4							**100**	**40**
x	***Phyllodon truncatulus***													**67**	**20**
x	***Bryum coronatum***	13	4											**67**	**20**
x	***Cystolejeunea lineata***													**33**	**20**
x	***Chryso-hypnum diminutivum***													**33**	**20**
+	*Calymperes rubiginosum*					25	5							67	20
+	*Schiffneriolejeunea polycarpa*					25	3							67	20
+	*Prionolejeunea denticulata*							17	3					33	20
+	*Dicranolejeunea axillaris*							17	2					33	14
+	*Taxiphyllum taxirameum*	13	4	17	4									33	14
+	*Hemiragis aurea*	13	4											33	13
+	*Hypnella pallescens*	13	3											33	13
+	*Lepidopilum frondosum*	13	3											33	13
+	*Lophocolea bidentata*	13	2											33	13
+	*Micropterygium lechlerii*							17	2					33	13
	ESPECIES PREFERENTES														
	Syrrhopodon leprieurii	75	5	67	8			33	3	50	5	67	4	67	4
	Octoblepharum pulvinatum	75	5	83	4	50	4					33	5		
	Microlejeunea epiphylla	63	3	50	3			67	9	50	4	67	7		
	Lejeunea elliotii	63	25	17	2	50	4	67	3	25	11	33	10		
	Pilosium chlorophyllum	50	5	50	6	50	4	17	1	50	4			33	4
	Bazzania pallide - virens	50	8	50	4	50	3								
	Trichosteleum papillosum	38	3	50	6	50	3	17	1						
	Lophocolea perissodonta	38	3	33	2					25	5			33	4
	Symbiezidium transversale	25	7	33	6	25	6	83	2	50	4	67	9		
	Syrrhopodon simmondsii	25	5	17	4							33	2		
	Leptolejeunea tridentata	25	3	17	1			83	6	75	6	33	5		
	Ceratolejeunea maritima	25	3	17	4	50	4	50	5	25	4	33	2	67	6
	Calypogeia nephrostipa	13	4	17	1			33	3	25	2	33	4		
	Syrrhopodon hornschuchii	13	1	17	4	25	2					33	2		
	Calypogeia densifolia	25	3			25	4			25	2			33	13
	Isopterygium tenereum	25	3					17	1			33	2	33	4
	Odontoschisma falcifolium	25	6			25	8					33	7		
	Symbiezidium barbiflorum	13	3					50	5						
	Syrrhopodon parasiticus	13	2					17	2						
	Taxithelium planum			67	7	25	5			25	4	67	3		
	Odontolejeunea lunulata			33	6	25	8	100	13	100	12	33	4		
	Crossomitrium patrisiae			33	5			100	6	50	6	67	16		
	Lopholejeunea nigricans			33	2	25	2	17	2	25	4			33	4
	Lepidopilum arcuatum			17	1	25	3			25	2	33	4		
	Fissidens aspleniodes					25	3							33	3
	Stictolejeunea balfourii					25	3							33	5
	Zelometeorium recurvifolium					25	3							33	11
	ESPECIES RARAS														
	Telaranea nematodes					25	2			25	4				
	Eurhynchium remotifolium					25	2							33	3
	Cephalozia infuscata									25	4			33	3

En este paisaje se establecen las comunidades de briófitos con el mayor número de especies y la mayor diversidad de formas de crecimiento. Esto se presenta gracias a la estructura del bosque anteriormente descrito y que sin duda alguna favorece la diversidad en las formas de crecimiento.

Las especies que se establecen en el sotobosque son generalistas y/o dominantes y no brindan información suficiente que permita caracterizar algunas comunidades, puesto que no presentan preferencias por un ambiente en particular y son muy tolerantes a los cambios ambientales.

3. Vegetación criptogámica del tipo de Paisaje B: "Llanuras Aluviales del Río Putumayo" (Tabla 1).

a) – Comunidad de *Lepidolejeunea grossepapulosa – Stictolejeunea squamata*
Composición: La constituyen 40 especies (27 hepáticas y 13 musgos). Las exclusivas son: *Lepidolejeunea grossepapulosa* y *Stictolejeunea squamata. Odontolejeunea rhomalea,* es la única especie electiva de esta comunidad. De las 32 especies acompañantes, *Odontolejeunea lunulata* y *Crossomitrium patrisiae* son las más representativas, en cuanto a presencia y cobertura.

Las formas de crecimiento que predominan, en las especies que constituyen esta comunidad, son hilos y felpas lisas**.**

Las especies de esta comunidad prefieren los hábitats ramas altas y hojas del dosel o del sotobosque, con los mayores valores de cobertura en ramas y hojas altas (más de 10 metros de altura). El 90% de las especies de esta comunidad son especialistas de hábitats del dosel (ramas y hojas de las copas de los árboles y arbustos).

b) – Comunidad de *Cyrto-hypnum frontinoae – Cyclolejeunea peruviana*
Composición: La integran 35 especies (16 hepáticas y 19 musgos). Las exclusivas son: *Cyrto-hypnum frontinoae* y *Cyclolejeunea peruviana.* Se diferencian 3 especies electivas entre las cuales *Anoplolejeunea conferta* (67% presencia – 50% cobertura) presenta los mayores valores de presencia y cobertura. De las 24 especies acompañantes, *Symbiezidium transversale, Crossomitrium patrisiae* y *Microlejeunea epiphylla* son las más representativas.

En las especies que hacen parte de la comunidad, predominan las formas de crecimiento hilos y felpas lisas**.**

En esta comunidad las especies prefieren las ramas altas, hojas de las copas de árboles y arbustos, con los mayores valores de cobertura en ramas altas y hojas del dosel (a más de 15 metros de altura). El 95% de las especies de esta comunidad son especialistas de hábitats del dosel (ramas y hojas en copas de árboles).

c) – Ecología y distribución: Las comunidades ***Lepidolejeunea grossepapulosa – Stictolejeunea squamata*** y ***Cyrto-hypnum frontinoae – Cyclolejeunea peruviana,*** se establecen en las "Llanuras Aluviales del Río Putumayo", en vegetación fanerógamica de planicies inundables, de tipo selvático y estratificada. Los estratos herbáceo, subarbustivo y arbustivo son prácticamente inexistentes. Tan solo los estratos arbóreo y emergente esta bien representados. En este tipo de paisaje se presenta la menor riqueza de plantas fanerógamas, el 25% del total de la flora vascular reportada, se establece en esta área.

Los bosques de tierra firme presentan casi el doble de las especies de arbustos, hierbas y epífitos que las llanuras inundables, debido a que en las planicies inundables el aumento en el nivel de las aguas impide el establecimiento y la proliferación de muchas herbáceas.

Estos bosques se caracterizan por su homogeneidad estructural que se expresa en bajo número de especies, en la dominancia de elementos como *Mauritia flexuosa* y la existencia de un dosel homogéneo sin marcadas variaciones horizontales y verticales. Lo anterior se refleja en una baja oferta de microhábitats, limitando el establecimiento de comunidades con un número de especies elevado.

En este paisaje se establecen las comunidades de briófitos con el menor número de especies y la menor diversidad de formas de crecimiento.

Al reducirse la disponibilidad de hábitats y consecuentemente la oferta de microhábitats en el sotobosque, por las inundaciones periódicas, las comunidades relacionadas se concentran en las parteas altas del bosque, principalmente en el dosel y porciones vecinas.

4. Vegetación criptogámica de las áreas de transición entre los tipos de Paisaje: A-"Planicies Disectadas Plio–Pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias" y B-"Llanuras Aluviales del Río Putumayo" (Tabla 1).

a)– Comunidad de *Fissidens prionodes* – *Zelometeorium patulum*

Composición: La integran 35 especies (19 hepáticas y 16 musgos). Las exclusivas son: *Fissidens prionodes* y *Zelometeorium patulum*. *Microlejeunea bullata* es la única especie electiva. De las 26 especies acompañantes, *Odontolejeunea lunulata*, *Leptolejeunea tridentata* y *Microlejeunea epiphylla*, presentan los mayores porcentajes de presencia y cobertura.

Las especies que hacen parte de esta comunidad presentan una gran variedad en sus formas de crecimiento. Predominan los céspedes cortos, las formas péndulas y los hilos, son importantes también (pero en menor grado) las felpas rugosas y las felpas lisas.

En esta comunidad las especies prefieren los hábitats corteza media–alta, ramas y hojas del dosel bajo–alto y ocasionalmente ramas del sotobosque. Los mayores valores de presencia cobertura se presentan en los habitas del dosel medio y alto (ramas y hojas entre 15 y 20 metros de altura sobre el suelo). Aunque hay dominancia de especies con formas de crecimiento semirrecto, los hábitats del sotobosque son ocasionalmente ocupados, por las especies generalistas.

b)– Comunidad de *Trachyxiphium subfalcatum* – *Pilotrichidium callicostatum*

Composición: La constituyen 38 especies (15 hepáticas y 23 musgos). Las exclusivas son: *Trachyxiphium subfalcatum*, *Pilotrichidium callicostatum*, *Ceratolejeunea sp1*, *Drepanolejeunea inchoata*, *Syrrhopodon fimbriatus*, *Fissidens diplodus*, *Phyllodon truncatulus*, *Bryum coronatum*, *Cystolejeunea lineata* y *Chryso-hypnum diminutivum*. Se diferencian 10 especies electivas, entre las cuales *Calymperes rubiginosum* (67% presencia – 20% cobertura) y *Schiffneriolejeunea polycarpa* (67%-20%) presentan los mayores valores de presencia y cobertura. De las 16 especies acompañantes, *Ceratolejeunea cornuta* y *Calypogeia densifolia* son las más representativas.

En las especies de esta comunidad predominan las formas de crecimiento felpas rugosas, cespitosas cortas, felpas lisas e hilos. También son importantes las formas horizontales y las formas péndulas.

Esta presenta los mayores valores de cobertura y presencia en los hábitats del dosel (Ramas y hojas entre 12 y 20 metros de altura) y parte media del bosque (corteza alta a más de 9 metros de altura). Los hábitats del sotobosque son ocupados por las especies generalistas.

c)- Ecología y distribución: Las comunidades ***Fissidens prionodes-Zelometeorium patulum*** y ***Trachyxiphium subfalcatum–Pilotrichidium callicostatum*** se establecen en áreas de transición entre los paisajes **A-**“Planicies Disectadas Plio–Pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias” y B-“Llanuras Aluviales del Río Putumayo”. Estas áreas de transición fueron caracterizadas en 10 levantamiento (de 0.1 ha; 50 árboles estudiados) y corresponden a vegetación selvática, de tierra firme, que presenta inundaciones de muy bajo nivel (casi imperceptible en algunos periodos) que afectan solo el estrato herbáceo (que es casi inexistente). El estrato arbustivo esta bien representado aunque no es tan denso como en los bosques de tierra firme. Los estratos arbóreo y emergente son más diversos que en los bosques inundables, pero sigue siendo homogéneo tanto en composición como en estructura del dosel.

En estos sectores, es claro el dominio (en número de individuos) de especies de palmas y helechos arborescentes.

Aunque estos bosques de transición son más diversos (y un poco más complejos) que los bosques inundables, la homogeneidad estructural sigue siendo notoria. Se puede decir que aumenta la diversidad de microhábitats al presentarse un sotobosque más denso y representativo. Lo que favorece el establecimiento de comunidades de briófitos que no son muy ricas (en números de especies), pero exhiben una gran diversidad en formas de crecimiento y en hábitats seleccionados.

5. Vegetación criptogámica de las áreas de bosques transformados entre los tipos de Paisaje: A-“Planicies Disectadas Plio–Pleistocenicas Amazónicas Sedimentarias” y C-“Unidad de Paisaje Intervenida “Pista de Aterrizaje” (Tabla 1).

a)- Comunidad de *Syrrhopodon ligulatus* – *Ectropothecium leptochaeton*

Composición: La integran 56 especies (25 hepáticas y 31 musgos). Las exclusivas son: *Syrrhopodon ligulatus, Ectropothecium leptochaeton, Campylopus sp2, Campylopus sp1, Metzgeria leptoneura, Acroporium pungens, Archilejeunea ludoviciana* y *Acrolejeunea tortulosa. Omphalanthus filiformis* es la única electiva de esta comunidad. De las 43 especies acompañantes, *Octoblepharum pulvinatum* y *Syrrhopodon leprieurii* presentan los mayores porcentajes de presencia y cobertura.

En las especies de esta comunidad, predominan las formas de crecimiento erectas o semierectas (cespitosas cortas, cespitosas altas y cojines), las felpas rugosas y las felpas lisas. Esta poco representada la forma de crecimiento hilos.

Las especies de esta comunidad prefieren los hábitats, base de tronco, suelo, corteza baja (no superior a 5 metros de altura), ramas y hojas de arbustos del sotobosque. Los mayores valores de presencia y cobertura se dan en los hábitats base de tronco, corteza baja y ramas del sotobosque. El 90% de estas especies son generalistas. Las que son especialistas de algún hábitat exhiben los valores más bajos de presencia y cobertura, en la comunidad.

b)- Ecología y distribución: La comunidad de ***Syrrhopodon ligulatus* – *Ectropothecium leptochaeton*** se establece en áreas con vegetación secundaria altamente transformada, en bosques de los paisajes de las "Planicies Disectadas Plio–Pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias" y la unidad de Paisaje Intervenida (Pista de Aterrizaje). Esta área fue caracterizada en seis levantamientos (de 0.1 ha; 30 árboles estudiados) y corresponden a vegetación selvática, de tierra firme, altamente transformada por tala y fragmentación de la cobertura vegetal. El estrato herbáceo es muy denso y rico en plántulas de especies arbóreas, helechos y palmas. El estrato arbustivo hasta 10 metros es bastante abierto y representado principalmente por helechos arborescentes, palmas y arbustos de leguminosas y Myristicaceas. Los estratos arbóreo y emergente son muy abiertos, casi inexistentes, debido a la tala que se ha dado en un periodo de aproximadamente 7 -9 años.

La estructura de este bosque es diferente a la estudiada en otros paisajes. Aunque la unidad hace parte de los bosques de tierra firme, no comparte las características de estos debido a la modelación a que ha sido sometida por las actividades humanas.

La comunidad que se establece en este paisaje transformado es de las más ricas (56 especies) en la región. Esta constituida por especies que nunca se hallan en bosques no intervenidos, como las del genero *Campylopus* que son de cierta manera pioneras al aparecer después de procesos de intervención como la tala intensiva.

Los hábitats en donde se desarrollan las especies de esta comunidad (sotobosque, base de tronco y corteza baja) al igual que las formas de crecimiento que exhiben (formas erectas), responden a las condiciones generadas por los fenómenos de intervención. Es lógico que en un bosque tropical abierto (sin dosel y sin estrato arbóreo denso), la humedad se concentre en las zonas bajas del bosque (sotobosque) siendo estas áreas propicias para el establecimiento y desarrollo de coberturas importantes de musgos y hepáticas. Situación similar fue descrita por Ruiz & Aguirre (2003), en los bosques de la Serranía del Perijá.

Esta comunidad no presenta especies epífilas dominantes, lo cual es consecuencia directa de los fenómenos de intervención.

CONSIDERACIONES FINALES

En las áreas estudiadas se distinguen cuatro grupos de comunidades de acuerdo con su establecimiento en un determinado tipo de paisaje: **1)-** Vegetación criptogámica del tipo de Paisaje de las "Planicies Disectadas Plio – Pleistocénicas Amazónicas Sedimentarias"; **2)-** Vegetación criptogámica de las "Llanuras Aluviales del Río Putumayo"; **3)-** Vegetación criptogámica de las áreas de transición entre los tipos de Paisaje anteriormente mencionados y **4)-** Vegetación criptogámica de los bosques transformados entre los tipos de Paisaje analizados.

El establecimiento de las comunidades de briófitos en los diferentes hábitats, depende de las características del paisaje de fanerógamas.

En las "Planicies Disectadas Plio– Pleistocenicas Amazónicas Sedimentarias", se establecen las comunidades con el mayor número de especies y con la mayor diversidad en formas de crecimiento, debido a la mayor complejidad y heterogeneidad estructural de estos bosques.

Según Gradstein *et al*. (1990) los bosques mixtos y complejos (multiestratificados) ofrecen una mayor diversidad de hábitats para que se establezca una mayor diversidad de especies y de comunidades de briófitos. Esta situación se observa en las áreas forestales de Tarapacá, ya que en los bosques más complejos de tierra firme, ocurren las comunidades más diversas tanto en especies como en formas de crecimiento.

En las “Llanuras Aluviales del Río Putumayo”, se establecen dos comunidades con bajo número de especies y con la menor variabilidad en formas de crecimiento, por la homogeneidad estructural y la composición de estos bosques inundables. Los hábitats que ocupan son principalmente dosel y zonas altas del sotobosque.

Las comunidades que se establecen en la zona transicional de los paisajes A y B, aunque presentan un bajo número de especies, exhiben una mayor variedad en formas de crecimiento. Esto es consecuencias de la naturaleza mixta de estos bosques que aunque son homogéneos, ofrecen una mayor variedad de hábitats.

La comunidad que se establece en la sección de paisaje de tierra firme altamente transformada (Paisajes A-C), esta constituida por especies pioneras que no aparecen en los bosques en buen estado de conservación. Las formas de crecimiento son principalmente erectas y semierectas. Las especies se ubican en hábitats del sotobosque, región que conserva la mayor humedad, la mayor complejidad y la mayor diversidad local de microhábitats.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-SINCHI, en especial a Dairon Cárdenas, al Herbario Amazónico Colombiano (COAH). A la Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales y al Herbario Nacional Colombiano (COL), por el apoyo recibido en el desarrollo de la investigación.

LITERATURA CITADA

BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ed. Blume, Madrid.

CÁRDENAS, D. & D. GIRALDO-C. 1997. vegetación. Pág: 34-45, en: IGAC-SINCHI-Universidad Nacional de Colombia. *Zonificación ambiental para el Plan Modelo Colombo-Brasilero (eje Apaporis – Tabatinga).* Santafé de Bogotá.

CÁRDENAS, D, C. MARÍN & R. LÓPEZ. 1999. Primer informe de avance del Proyecto “Experiencia piloto de Zonificación como Instrumento para la Planificación de las Áreas Forestales en el Corregimiento de Tarapacá (Amazonas)”. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Santafé de Bogotá. (Inédito).

CHURCHILL, S.P. 1989. Bryologia Novo Granatensis. Estudios de los musgos de Colombia IV. Catálogo Nuevo de los Musgos de Colombia. Tropical Bryology 1: 95-132.

CHURCHILL, S.P. 1998 . Catalog of Amazoniam mosses. J. Hattori Bot. Lab. No. 85: 191-238.

CHURCHILL, S.P & E.L. LINARES. 1995. *Prodomus Bryologiae Novo-Granatensis.introducción a la flora de musgos de Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana. Tomos I y II. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

CORNELISSEN, J.H.C & H.T, STEEGE. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. Journal of Tropical Ecology 5:131-150.

DANTAS, M. & R. I. ALVES. 1982. Estudios fitoecologicos do trópico úmido brasileiro IV. Levantamentos botánicos em campos do Río Branco. EMBRAPA-CPATU. Boletim de Pesquisa No. 40.

DUIVENVOORDEN, J. 1994. Vascular plant species counts in the rain forest of the middle Caquetá area, Colombian Amazonian. Biodiversity and Conservation 3: 685-715.

DUIVENVOORDEN, J. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationships in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. Vegetatio 120: 91-113.

DUIVENVOORDEN, J. & J. LIPS. 1993. Ecología del Paisaje del Medio Caquetá. 300 pp. *En:* Saldarriaga, J. & T. Van der Hammen (eds). *Estudios en la Amazonia colombiana* III. Tropenbos-Colombia, Bogotá.

DUIVENVOORDEN, J., J. LIPS, P. PALACIOS & J. SALDARRIAGA. 1988. Levantamiento ecológico de parte de la cuenca del Medio Caquetá en la Amazonia Colombiana. Colombia Amazónica 3: 7-38.

FLORSCHUTZ, D.W. & P.A. FLORSCHUTZ. 1979. Estudios sobre Criptógamas Colombianas III. Lista comentada de musgos de Colombia. The Bryologist 82: 215 – 259.

GENTRY, A. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forest. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 85: 156-159.

GENTRY, A. & R. ORTIZ. 1993. Patrones de composición florística en la Amazonia Peruana. Págs. 15-166 *en:* Kalliola, R., M., Puhakka & W. Danjoy (eds.). *Amazonia Peruana.* PAUT y ONERN, Jyvaskyla, Finlandia.

GRADSTEIN, S.R., D. MONTFOORT & J.H.C. CORNELISSEN. 1990. Species richness and phytogeography of the bryophyte flora of the Guianas, with special reference to the lowland forest. Tropical Bryology 2:117-126.

HILL, M.O. 1979. TWINSPAN. A FORTRAN program for arranging multivariate data in a ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca.

LONDOÑO, A.C. & E. ÁLVAREZ. 1997. Composición florística de dos bosques (tierra firme y varzea) en la región de Araracuara, Amazonia Colombiana. Caldasia 19: 431-463.

MÄGDEFRAU, K. 1982. Life – forms of bryophytes. Pp. 45-58 in: Smith, A.J.E. (ed).*Bryophyte ecology.* Chapman and Hall.

PRANCE, G. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. Interciencia 3: 207-222.

PRANCE, G. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. Brittonia 31: 26-38.

PRIETO, A., J.O. RANGEL-CH, A. RUDAS-LL. & P. PALACIOS. 1995. Aspectos estructurales y tipos de vegetación de la Isla Mocagua, Río Amazonas. Caldasia 17: 463-480.

RANGEL-CH, J.O., M. AGUILAR, H. SÁNCHEZ, P. LOWY, A. GARZÓN & L.A. SÁNCHEZ. 1995. Región de la Amazonia. *En:* J.O. Rangel – Ch. (ed.). *Colombia Diversidad Biotica I.* Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.

RANGEL, E & B. LUENGAS. 1997. Clima y aguas del eje Apaporis – Tabatinga. Pag: 49 – 68. *en:* IGAC – SINCHI – Universidad Nacional de Colombia. *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo – brasilero (eje Apaporis – Tabatinga).* Santafé de Bogotá.

RICHARDS, P.W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. En: Schuster, R.M. (ed). *New manual of bryology* 2: 1233-1270.

RUDAS-LL., A. & A. PRIETO. 1998. Análisis florístico del Parque Nacional Natural Amacayacu e Isla Mocagua, Amazonas (Colombia). Caldasia 20 (2): 142-172.

RUIZ, C.A. 2001. *Estudio florístico y de vegetación de la Brioflora del Corregimiento de Tarapacá (Amazonas – Colombia).* Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Santafé de Bogotá.

RUIZ, C.A. & J. AGUIRRE. 2003. Las comunidades de Briófitos y su relación con la estructura de la vegetación fanerogámica, en el gradiente altitudinal de la Serranía del Perijá (Cesar-Colombia). Tropical Bryology. 24: 101-113.

STUDLAR, S.M. 1982. Succession of epiphytic bryophytes near Mountain Lake, Virginia. Bryologist 85: 51-63.

URIBE, J & R, S. GRADSTEIN. 1998. Catalogue of the Hepaticae and Anthocerotae of Colombia. Bryophytorum Bibliotheca. Band 53. Berlin. Stuttgart.

URREGO, L. 1990. Apuntes preliminares sobre la composición y estructura de los bosques inundables del medio Caquetá, Amazonas, Colombia. Colombia Amazónica 4: 23-47.

URREGO, L. 1994. Los bosques inundables del medio Caquetá (Amazonia Colombiana). Caracterización y sucesión. Ph.D. Thesis. University of Amsterdam, Amsterdam.

VAN ANDEL, T. 1990. Caracterización y clasificación de bosques inundables en una llanura aluvial en el medio Caquetá, Amazonas, Colombia. M.Sc. Thesis, University of Amsterdam, Amsterdam.

WOLF, J.H.D. 1993. Diversity pattners and biomass of epifhytic bryophyte and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 928-960.

Recibido: 13/09/2003
Aceptado: 09/02/2004